Zwei Grundfragen der Paläophytogeographie.

Von

Dr. H. Brockmann-Jerosch.

Der Umfang, der Ausbau, die gegenseitigen Beziehungen und die Abgrenzung der Wissenschaften sind oft mehr durch die historische Entwicklung als durch die tatsächlichen Bedürfnisse gegeben. Auf diese Weise kommt es, daß die Literatur bei den einen Wissenschaften eine stattliche Zahl von übersichtlichen Lehrbüchern umfaßt und es ein leichtes ist, sich hier zurecht zu finden, während zu gleicher Zeit andere in der Lösung der grundlegenden Fragen noch weit zurückstehen. Nicht daß es hier immer an Arbeiten fehlte, aber oft genügt allein der Umstand, daß sie keine Lehrfächer an den Hochschulen sind, daß die Beantwortung der grundlegenden Fragen vernachlässigt bleibt. Ganz besonders bekommen Zwischengebiete den Nachteil dieser Entwicklung zu spüren.

Seit dem Zeitpunkte, da die Pflanzengeographie einerseits und die Phytopaläontologie anderseits sich zu entwickeln anfingen, wurde der Gesichtskreis bei beiden Wissenschaften erweitert, indem sie sich jeweils die Ergebnisse der andern zu eigen machten. Die Pflanzengeographie zog nicht nur die heutige Pflanzenverbreitung, sondern auch die ehemalige in Betracht, und in der Phytopaläontologie kamen neben den zumeist systematischen Gesichtspunkten auch solche rein pflanzengeographischer Natur zur Geltung. Sobald eine reichere Ausbeute von einem Fundorte oder von einer geologischen Epoche vorlag, so frug man nicht nur nach der ehemaligen Flora, sondern auch nach der Vegetation der vergangenen Periode, nach der Verbreitung der Arten und nach ihrer Beziehung zu der jetzigen.

Damit sind neue Gebiete erschlossen worden, die streng genommen weder zur Phytopaläontologie noch zur Pflanzengeographie gehören, sondern ein Zwischenglied bilden. Heute liegen eine Reihe schöner und wichtiger Schriften vor, und der Kreis der gelegentlichen Bearbeiter hierher gehöriger Fragen ist groß. Allein es ist nie dazu gekommen, daß ein neuer Wissenszweig ausgebildet wurde, noch gar, daß diese Wissenschaft an den Hochschulen gelesen würde. Höchstens werden hie und da bei der Behandlung verwandter Fragen auch hierher gehörige mehr oder weniger eingehend berührt. Ohne Zweifel entstanden durch diese

Entwicklung Nachteile, die schwer zu heben sind. Die einen Autoren gehen vom rein phytopaläontologischen Gesichtspunkte aus und ihnen liegen die pflanzengeographischen Fragen ferner. Umgekehrt ist den Pflanzengeographen oft vorzuwerfen, daß sie phytopaläontologische Folgerungen zu wenig zu würdigen wissen. Zur Entschuldigung muß angeführt werden, daß es heute bei dem Ausbau der beiden Wissenschaften, bei ihren beinahe völlig getrennten Literaturen, nicht leicht ist, sich zu orientieren. Trotz der großzügigen Arbeiten von Heer, Saporta und Adolf Engler ist es ein dringendes Bedürfnis, vor jeder weiteren Diskussion die grundlegenden Fragen möglichst klarzulegen. Es ist deshalb von Vorteil, das genannte Zwischengebiet als neue Wissenschaft mit dem Namen **Paläophytogeographie** abzutrennen. Ich wähle zwei mir nahe liegende Fragen heraus und hoffe, damit auf die Wichtigkeit der Abklärung der Grundlagen der genannten Disziplin hinweisen zu können.

1. Fossile Flora und Vegetation.

Jede einigermaßen reiche Fundstelle von fossilen Pflanzen bietet uns einen wertvollen Einblick in die Zustände der Vergangenheit. In erster Linie pflegt die Systematik Gewinn aus solchen Funden zu ziehen. Daneben erlauben sie in zweiter Linie wertvolle Schlüsse mehr allgemeiner Natur. Reste einer heute noch lebenden Flora lassen unter Umständen recht genau die Vegetationsverhältnisse zur Zeit der Ablagerung wieder herstellen. Viel schwieriger gestaltet sich aber diese Rekonstruktion, sobald es sich um eine ausgestorbene Flora handelt. Ihre systematische Stellung läßt, wie das später genauer ausgeführt wird, meist keinen weiteren Einblick in die allgemeinen Verhältnisse zu. Wohl aber können wir ein recht genaues Bild von den damals herrschenden Zuständen bekommen, sobald es uns gelingt, die Vegetation aus der ausgestorbenen Flora zu rekonstruieren.

Die Frage, inwieweit es überhaupt möglich sei, aus einer fossilen Flora die Vegetation wiederherzustellen, gehört deshalb zu den wichtigsten der Paläophytogeographie überhaupt. Ja, es kommt ihr noch eine weitergehende Bedeutung zu, da die fossile Vegetation weit mehr als eine Flora oder gar Fauna von ausgestorbenen Arten einen Einblick in die allgemeinen Verhältnisse der Vergangenheit gewährt.

Trotz der Wichtigkeit dieser Frage und obschon sich heute die Ansichten der Phytopaläontologen oft ebenso schroff gegenüberstehen, wie dies vor einem halben Jahrhundert der Fall war, sind diese Probleme m. W. noch niemals systematisch behandelt worden[1]).

Die Mittel und Wege, um sich eine Vorstellung von der Vegetation einer geologischen Zeit zu bilden, waren von jeher sehr verschieden. Nicht

---

1) Vergl. hierüber auch die Arbeiten von M. Semper. Seine Skepsis gegenüber

nur die fossilen Floren, sondern Anschauungen über Fauna, Klima und angenommene Florenwanderungen haben bei der Rekonstruktion bestimmend mitgewirkt. Ja, oft hat man ohne auch nur eine einzige Art einer fossilen Flora zu kennen, auf eine ganz bestimmte Vegetation geschlossen und dabei Anschauungen erzeugt, die den größten Einfluß auf ganze Wissenszweige hatten. So schloß z. B. Heer (Flora fossilis arctica) zu einer Zeit, wo von der Dryasflora noch gar nichts gefunden und bekannt war, einzig aus der Florenverwandtschaft der Arktis mit den Alpen, daß nach der Aufstauung der Alpen, »zur Gletscherzeit die Gebirgspflanzen der arktischen Zone ins Tiefland hinabstiegen und sich mit den Gletschern nach Süden verbreiteten«, wo sie das Alpengebiet erreichten. Auch 1860 hält Heer an dieser Ansicht fest, obschon er nur die Florenverwandtschaft und das Vorkommen von diluvialen Gemsen- und Murmeltierknochen im schweizerischen Mittelland kennt und obschon die vom Menschen so stark bedrängten Gemsen heute noch gelegentlich von den Alpen herabsteigen. Es ist deshalb leicht zu verstehen, daß, als nun Nathorst wirklich die fossile Dryasflora am Rande der ehemaligen Vereisung in Europa entdeckte, sich die Anschauung bildete, diese stelle die allgemeine Vegetation des Diluviums dar.

Dabei spielt ohne Zweifel auch der Umstand mit, daß Nathorst vor der Auffindung der Dryasflora sich die allgemeine diluviale Flora gerade so vorstellte, wie die heutige von Spitzbergen. Er selbst schreibt darüber: »Daß diese schon vor langer Zeit von mehreren Forschern ausgesprochene Ansicht (daß nämlich in der Glazialzeit eine arktische und alpine Flora das europäische Tiefland bedeckt hat) richtig ist, hat bewiesen werden können. Als der Verf. 1870 zum erstenmal Spitzbergen besuchte, drängte sich ihm der Gedanke mit unwiderstehlicher Gewalt auf, daß die Pflanzen, welche die Repräsentanten der Flora in diesem hochnordischen Lande bilden, während der Eiszeit auch über das südliche Schweden und über das Gebiet verbreitet gewesen sein müssen, das einst von dem skandinavischen Inlandeis bedeckt gewesen ist. Nach der Heimkehr gelang es auch, in den Süßwasserablagerungen Schonens aus der Eiszeit eine Menge von Blättern arktischer Pflanzen zu entdecken« (Nathorst 1885, S. 258).

Durch diese vorgefaßte Meinung kam Nathorst ohne Zweifel dazu, in der Dryasflora die allgemeine Vegetation in Mitteleuropa zur Zeit der Vereisung zu sehen. Obschon bis heute noch kein einziges pflanzliches Fossil, das eine solche Vegetation zwischen der nördlichen skandinavischen und der Alpenvereisung beweisen würde, gefunden wurde, ist die Ansicht von Nathorst, allerdings mehr oder weniger modifiziert, doch sozusagen allgemein angenommen worden.

---

den Resultaten älterer Arbeiten, wie sie uns besonders im Artikel »Paläoklimatologie« im VII. Bd. des Handwörterbuches der Naturwissenschaften entgegentritt, halte ich für durchaus berechtigt.

Wie ungemein weitgehend der Einfluß dieser, also durch kein Fossil belegten Ansicht war, geht daraus hervor, daß Gunnar Andersson am Rande der Vereisung in Nordamerika ebenfalls eine fossile arktische Flora annimmt, obschon dort nirgends irgend ein arktisches pflanzliches Fossil gefunden worden ist (Andersson 1910, S. 48).

Solche Beispiele, wo man sich, ohne sich auf Fossilfunde stützen zu können, ganz bestimmte Bilder der Vegetation in vergangenen Perioden gemacht hat, lassen sich leicht vermehren. Ich erinnere noch an den diluvialen Löß. Nachdem dieser als äolische Ablagerung erkannt worden ist, wurde allgemein auf eine Steppenvegetation in Mitteleuropa geschlossen, obschon auch hier wiederum kein einziges pflanzliches Fossil vorliegt[1].

Es handelt sich also bei solchen Schlüssen nur um Mutmaßungen über die vergangenen Vegetationsverhältnisse, und dementsprechend ist der eigentliche wissenschaftliche Wert solcher Äußerungen nicht größer als der einer Arbeitshypothese.

Sehr häufig sind von jeher auch Schlüsse auf die Vegetation einer geologischen Epoche gewesen, die sich auf eine fossile Fauna gründeten. Es würde zu weit vom Gegenstande abführen, wollten wir hier darstellen, wie weit solche Folgerungen gezogen werden dürfen. Sie haben gewiß ihre Berechtigung, allein öfters wurde die Bedeutung der Fauna für die Rekonstruktion der Flora überschätzt. Wir wollen nur daran erinnern daß die Fauna oft wenig von der Vegetation abhängig ist. Eine ganze Reihe von Steppentieren sind z. B. heute in Deutschland heimisch, wo sie sich auf dem vom Menschen dem Wald abgerungenen Boden angesiedelt haben. Ebenso ist es gut denkbar, daß sich die gleichen Tiere auf anderen, z. B. durch Flüsse waldfrei gehaltenen Flächen in einem anderen, feuchteren Klima ansiedeln können.

Aus diesen Darlegungen geht hervor, daß einzelne Phytopaläontologen rasch bei der Hand sind mit Schlüssen auf den Charakter einer ehemaligen Vegetation. Diesen stehen andere gegenüber, die überhaupt alle solche Schlüsse auf die Vegetation mit der größten Skepsis quittieren. Gerade Heer, der seine Folgerungen über das Tertiär mit einem noch nie gesehenen Tatsachenmaterial belegen konnte, mußte dies am allerschwersten empfinden. Selbst bedeutende Zeitgenossen konnten die Heer'schen Untersuchungen nicht verstehen. Glaubte doch noch ein Lindley (Fossil Flora of Britain III. S. 5 u. f. zit. in Schroeter 1885/87, S. 231), daß den höheren Pflanzen überhaupt die Fähigkeit abgehe, sich fossil zu erhalten und daß sie nur deshalb in älteren Schichten fehlen. Bei der ungenügenden Vorstellung über den Fossilisationsprozeß ging Lindley sogar so weit, daß er durch einen Laboratoriumsversuch zeigen wollte, welche Arten sich

1) Über die Röhrchenstruktur des Lößes vergl. Brockmann-Jerosch 1909, S. 453.

fossil erhalten können. Eine große Zahl von Pflanzen wurde in ein Gefäß mit Wasser gebracht und darin 2 Jahre lang liegen gelassen. Nach dieser Zeit war vieles verschwunden, so daß LINDLEY damit bewiesen zu haben glaubte, die phytopaläontologischen Funde seien immer viel zu unvollständig, als daß weitgehende Schlüsse auf sie gebaut werden könnten. Alle diejenigen, die die vielen Mittel und Wege, durch die die Pflanzen fossil erhalten werden, kennen, mutet der Versuch LINDLEYS wie eine plumpe Nachahmung der Natur an und die Schlußfolgerungen erscheinen ihm heute als naiv. HEER wandte sich aber seinerzeit vergeblich dagegen (vergl. SCHROETER 1885/87, S. 494, Anm.) und LINDLEYS Versuch genügte, um dem Ansehen der Phytopaläontologie in England jahrelang Abbruch zu tun.

Auch von anderer Seite wurde versucht, die Unvollständigkeit der paläontologischen Funde nachzuweisen. NATHORST beobachtete in Spitzbergen, daß von den dort vorkommenden 120 Phanerogamenarten sich in den Herbstablagerungen in den Seen nur zwei im Frühjahr wieder erkennen lassen. Dementsprechend könne eine fossile Flora nur ein ganz unvollständiges Bild der ehemaligen darstellen. HEER wies NATHORST darauf hin (vergl. SCHROETER 1885/87, S. 233), daß sehr wohl auch feine, zartblättrige Organe erhalten bleiben und nicht nur die derben, lederartigen Blätter, wie NATHORST glaube. Gerade in den Dryastonen fanden ja NATHORST und HEER zusammen selbst zartblättrige Pflanzen, wie z. B. *Myriophyllum*, im Krutzelried bei Schwerzenbach. Allein NATHORST hat bis heute auf seinem Standpunkt verharrt. Noch 1910 (S. 543, Anm.) warf er dem Verf. vor, daß er »vom Verhältnis der Artenzahl in einer rezenten und einer entsprechenden fossilen Flora keine richtige Vorstellung habe«. Der Verf. hatte auf die Armut der Dryastone an »arktischen« und »alpinen« Arten aufmerksam gemacht und daraus geschlossen, daß diese wenigen, aber immer wiederkehrenden Arten nicht die Reste der gesamten alpinen Flora darstellen könnten. Hier sind die Erhaltungsbedingungen in den eisenoxydulschüssigen Tonen ja ganz vorzüglich. Nicht nur feinblättrige *Potamogeton*-Arten, ganze Rasen von Characeen, sondern auch Pollen von *Pinus* und ganze Blüten mit Blütenblättern und Staubgefäßen von *Dryas* finden sich ja eingebettet vor.

Wir sehen aus diesen wenigen Hinweisen, wie extreme Ansichten sich noch heute hier gegenüberstehen. Auf der einen Seite Phytopaläontologen, die wie HEER beinahe vollständige Vegetationsbilder aus den tertiären Pflanzenresten rekonstruieren, und auf der anderen Seite NATHORST, der glaubt, von einer Flora könne sich immer nur ein ganz minimer Bruchteil erhalten. Je nachdem ein Forscher gute Erhaltungsbedingungen vor Augen hat, glaubt er an die Möglichkeit einer recht vollständigen Erhaltung der fossilen Flora, während ein anderer durch Beobachtungen an Orten, wo die Bedingungen ungünstig sind, sich zu einem gegenteiligen Schluß verleiten läßt.

Es ergibt sich somit, daß wir nach den heutigen Kenntnissen nur dann auf den Charakter einer Vegetation eines geologischen Zeitabschnittes zurückschließen dürfen, wenn eine fossile Flora als Grundlage vorliegt. Alle Schlüsse, die auf anderem Wege indirekt gemacht wurden, haben nur geringen oder gar keinen Wert. Wenn sie auch als Arbeitshypothesen gelten können, so dürfen sie doch nie als etwas anderes betrachtet werden.

Von einer fossilen Flora, die als Grundlage dienen soll, muß aber auch eine gewisse Vollständigkeit vorausgesetzt werden; ohne sie bleiben die Ergebnisse immer unsicher. Die Frage, unter welchen Bedingungen es möglich ist, daß eine Flora sich verhältnismäßig vollständig erhalten kann, gehört in die Phytopaläontologie und kann hier nur gestreift werden. In aller Kürze dürfte auf folgende Punkte hingewiesen werden. Eine Flora wird sich fossil erhalten, wenn sich ein Medium vorfindet, das die Pflanzen rasch vor dem Verderben schützt, weil gerade in der ersten Zeit die Pflanzenreste dem Verderben ausgesetzt sind, während sie später nach der begonnenen Umwandlung der Substanz viel weniger leicht zugrunde gehen. Das einschließende Medium muß aber auch die Struktur der Pflanzen gut erkennen lassen, sei es, daß die Pflanzenreste direkt aufbewahrt bleiben, oder aber in den Abdrücken in einem plastischen Medium gut erkennbar sind. Die einschließende Gesteinsmasse kann so sehr vielfältig sein, daß auf eine Aufzählung füglich verzichtet werden kann.

Das Vorkommen eines geeigneten Mediums allein genügt aber nicht, um eine Flora zu hinterlassen, die für eine Rekonstruktion der Vegetation ausreicht. Es muß auch die Möglichkeit vorhanden sein, daß die Reste der Vegetation allgemein und regelmäßig an den Ort der Fossilisation gelangen. Wie wichtig dieser Umstand ist, zeigen z. B. unsere Hochmoore. Hier sind die Erhaltungsbedingungen für Pflanzenreste sehr günstig und doch enthält der reine Hochmoortorf beinahe nur die Arten, die auf ihm selbst wachsen. Es fehlt eben an der regelmäßigen Herbeiführung der Pflanzenreste der Umgebung. Obschon einzelne Pflanzenteile auch sprungweise verbreitet werden, so kommen sie hier eben doch nur selten und unregelmäßig zur Ablagerung. Von diesen erhalten sich fossil nur wiederum sehr wenige und nur der kleinste Bruchteil ist es, der je vor das Auge des Menschen gerät. Wie nahe die Pflanzenreste im allgemeinen am Orte der Einbettung wachsen müssen, um fossil erhalten zu bleiben, lehrt uns eine Beobachtung von Hausrath. Obschon der Baumpollen die Fähigkeit hat, sich mit Luftströmungen sehr weit zu verbreiten — in einzelnen Fällen bis 150 km — so können Bodenerhebungen und Waldungen ein ganz erhebliches Hindernis für die Ausbreitung bilden. Den *Pinus*-Pollen eines nur 4 km entfernten Föhrenwaldes fand Hausrath im Torf, wenn auch regelmäßig, so doch nur vereinzelt, vor. Ganz erheblich

schwieriger werden nun gar alle die Pflanzenorgane an den Aufbewahrungsort gelangen, die nicht frei in der Luft schweben. Für die Pflanzenausbreitung kommen wohl jene weiteren, mehr vereinzelten Sprünge der Samen und Früchte in Betracht, aber für die fossile Erhaltung spielen sie keine Rolle. Wir müssen, um dies zu verstehen, uns nur überlegen, wie unendlich wenig von der lebenden Natur der Fossilisation entgegengeht. Von diesen kann der Mensch nur ganz geringe Teile, eben nur die an der heutigen Landoberfläche, einsehen, und von den möglichen Funden fällt nur ein ganz geringer Teil in die Hände der Wissenschaft. Das was man also zu sehen bekommt, sind die häufigen und wiederkehrenden Fossilien, also der Durchschnitt und nicht Zufallstücke. Wenn also eine Fossilfundstelle ein vollständiges Bild einer Flora bieten soll, so muß die Flora gleich an Ort und Stelle fossilisiert werden, wie z. B. durch eine Kalktuffquelle, wobei aber nur die Arten der nächsten Umgebung zu erwarten sind. Vollständiger wird die Flora einer Gegend sich erhalten können, wenn Bäche und Flüsse aus der weiteren Entfernung die Pflanzenreste zusammenschwemmen. Allein auch in fluviatilen Ablagerungen können sie unvollständig erhalten sein. In den diluvialen Dryastonen können wir z. B. nur eine einseitige Flora erwarten. Der Ton stammt vom Gletscher her und wurde bei Schlammausbrüchen oder mit dem Gletscherwasser als Gletschertrübe fortgeschwemmt und am Rande der zurückziehenden Gletscher, meist auf diluvialem Schutt und oft hinter Moränen, abgesetzt. Obschon die Erhaltungsbedingungen für alle Organismen — mit Ausnahme der Gastropoden, deren Schalen oft zerdrückt wurden — so gut sind, daß sich öfters, wie gesagt, Blüten von *Dryas* mit Blüten- und Staubblättern finden, so sind die geschichteten diluvialen Tone meist sehr arm an Fossilien, ja oft gänzlich fossilfrei. Wenn sie Fossilien enthalten, so ist die Zahl der Reste der Dryasflora unvergleichlich viel häufiger als die der Wasserpflanzen und der anderen Arten. Aber trotz dieser ungleichen quantitativen Vertretung ist die Zahl der nicht zur Dryasflora gehörigen Arten, die »Beiflora«, in den Dryastonen größer als die der eigentlichen Dryasflora (vergl. Brockmann-Jerosch 1910/12, S. 161 ff.). Diese ungleiche Erhaltung der beiden Floren hängt offenbar mit der Art der Entstehung der Dryastone zusammen.

Eine Wiederherstellung des Bildes einer Vegetation verlangt in erster Linie die Kenntnis der dominierenden Vegetationsform. Hier schon beginnen oft große Schwierigkeiten. In einzelnen Fällen liegen allerdings alle Pflanzenteile vor und aus den vorhandenen Baumstämmen allein läßt sich auf einen Wald schließen. Bei anderen Ablagerungen mögen nur Blätter vorhanden sein, aber sie gehören zu lebenden Arten, so daß wir auch hier wieder die Vegetationsform kennen. Sind jedoch die betreffenden Arten ausgestorben, so ist es schwierig, meist wohl sogar unmöglich, zu wissen, ob hier Sträucher oder Bäume vorliegen. Man hat zwar oft

verwandtschaftliche Beziehungen in solchen Fällen herangezogen, und je nachdem die heute lebenden Verwandten Bäume[1]) oder Sträucher sind, auch die fossilen Arten als solche betrachtet. Allein derartigen Schlüssen kommt nur geringe Bedeutung zu, denn bei den Vorfahren können die Vegetationsformen ebensogut andere gewesen sein.

Ebenso schwer ist es meist, die vorherrschenden Arten festzustellen. Nur an reichen Fundstellen und an Orten, wo alle Pflanzenteile aufbewahrt wurden, ist es überhaupt denkbar, an die Erkennung derartiger Verhältnisse heranzutreten. Beim Suchen nach den vorherrschenden Arten ist auf folgende Punkte zu achten. Die Möglichkeit des Transportes der Pflanzenreste vom Wuchsorte an den Erhaltungsort ist bei allen Arten und bei allen Pflanzenteilen verschieden, wie die Erhaltungsfähigkeit. Beides findet seinen Ausdruck in der Häufigkeit der Fossilien. Leicht kenntliche Arten fallen schon beim Sammeln in die Augen und sind oft auch in Bruchstücken leicht erkennbar, so daß von ihnen gern vermutet wird, daß sie häufiger gewesen seien, als sie es tatsächlich waren. Unter Berücksichtigung solcher Verhältnisse gelingt es öfters, mit mehr oder weniger großer Sicherheit anzugeben, welche Arten dominierend gewesen sind. Damit ist schon ein schönes, oft vielsagendes Resultat gewonnen. Kennen wir die vorherrschenden Arten, so wissen wir, daß diese mit Klima und Bodenverhältnissen derart in Einklang sind, daß sie im Konkurrenzkampf mit den anderen Arten den Sieg davontrugen. Die vorherrschenden Arten, ihre Vegetationsform und besonderen Eigentümlichkeiten bezeichnen am besten die Zustände zur Zeit der Ablagerung.

Diese wenigen Hinweise genügen, um zu zeigen, wie viele Tatsachen bekannt sein und in welcher Art sie verwendet werden müssen, wenn wir uns ein Bild der Vegetation einer früheren Epoche rekonstruieren wollen. Viele der jetzt nicht nur in der Paläophytogeographie, sondern auch in der Paläogeographie und verwandten Wissensgebieten überhaupt angenommenen Rekonstruktionen genügen keiner eingehenderen wissenschaftlichen Prüfung. Sie dürfen deshalb nur als Arbeitshypothesen gelten. Sobald wir vergessen, daß es sich dabei nur um solche handeln kann, laufen wir Gefahr, andere Tatsachen in voreingenommener Weise falsch zu deuten. Die Geschichte der Erforschung des Diluviums zeigt uns zur Genüge, wie oft gerade in dieser Beziehung Fehler gemacht worden sind.

2. Fossile Vegetation und Klima.

Ein genaueres Bild einer fossilen Vegetation ist imstande, uns auch über die klimatischen Verhältnisse, die während der Ablagerung herrschten, aufzuklären. Die Paläoklimatologie kennt nur noch wenige andere Grund-

---

1) Heer hat seinen miocänen Palmen Stämme zugeschrieben. Aus seinen eigenen Worten (1860, S. 84) ergibt sich aber, daß diese Annahme sehr unsicher ist.

lagen, die sie zu diesem Zwecke gebrauchen kann[1]), allein keine bietet uns so häufig und so genau eine Vorstellung vergangener Verhältnisse.

Viel häufiger als auf der Vegetation basieren zwar heute, wie von jeher die Schlüsse bei der Wiederherstellung des Klimas auf den **verwandtschaftlichen Beziehungen der Flora**. Die heutige Verbreitung von Sektionen, Gattungen und Familien zeigt, daß diese meist nur eine räumlich beschränkte ist. Dadurch entsteht die Ansicht, die betreffende systematische Gruppe sei eben an ein bestimmtes Klima gebunden und gewissermaßen aus inneren, physiologischen Gründen nicht imstande, Arten zu bilden, die auch einem anderen Klima angepaßt wären. Die Palmen gelten z. B. als den Tropen und Subtropen angepaßt. Sobald nun eine fossile, wenn auch heute ausgestorbene Palmenart gefunden wurde, so schloß man ziemlich allgemein auch auf zum mindesten subtropische Verhältnisse zur Zeit der Ablagerung.

Allein derartige Beweise halten einer auch nur einigermaßen eingehenden Kritik nicht Stand. Die Tatsache, daß die heutige Verbreitung der systematischen Gruppen gar nicht durch das Klima allein bedingt ist, spricht schon dagegen. Die Arealgrenzen werden neben dem Klima noch durch eine Reihe anderer Gründe bestimmt, wie z. B. durch historische, wenn auch — z. B. auf dem gleichen Kontinent — das Klima in der Regel eine größere Rolle spielt, als heute meist angenommen wird. Ferner kommen noch als Areal begrenzende Faktoren die Konkurrenzverhältnisse in Betracht. Zudem muß auch heute noch betont werden, daß wir die Verbreitung der Arten oft ungenau kennen, so daß wir nicht zu sehr auf sie bauen dürfen. Als weiterer Grund kommt hinzu, daß nicht einzusehen ist, daß die verwandtschaftlichen Beziehungen auf ein bestimmtes Klima hinzuweisen brauchen. Dieses zeigen schon folgende Beispiele: eine Reihe mediterraner Gattungen hat in die nahen Gebirge oreophile Arten gesandt. Die Primeln in Mitteleuropa sind oreophil und daneben gibt es in Zentralasien tropische Sektionen. VON SEEMEN gibt an, daß die Zwergweiden der Alpen und der Arktis in ganz verschiedene systematische Gruppen gehören usw.

Wie leicht auf Grund der heutigen Verbreitung systematischer Gruppen Fehlschlüsse gezogen werden können, zeigt uns das schon erwähnte Beispiel der Palmen. Während, wie gesagt, viele Phytopaläontologen durch das Vorkommen der Palmen immer ein zum mindesten subtropisches Klima nachgewiesen zu haben glauben, kannte schon HUMBOLDT bei dieser Familie Ausnahmen in der Verbreitung. Er erwähnt die Wachspalme, *Ceroxylon andicola*, die bis 5400—9000′ zwischen Eichen und Walnußbäumen als Baum von 160 Fuß emporsteigt. »Solche Tatsachen sind von den Paläontologen nicht hinlänglich gewürdigt worden, wenn sie aus der systema-

1) Vergl. darüber SEMPER 1912.

tischen Stellung der fossilen Pflanzen auf das Klima früherer Erdperioden zu schließen sich berechtigt glaubten«, schrieb schon Grisebach (in Bruhns, Bd. III, S. 244). Trotzdem spätere Autoren, wie z. B. Schroeter (1901), wiederholt auf diese und analoge Fehlschlüsse hingewiesen haben, sind aber die gewonnenen Resultate in der Literatur ruhig weiter mitgenommen worden.

Die gemäßigte Region Europas hat heute im allgemeinen eine arme Baumflora. Sie beginnt im Süden an der Nordgrenze der mediterranen und reicht, fortwährend ärmer werdend und ohne wesentliche neue Bereicherungen zu erhalten, bis an die nordpolare Baumgrenze. Jede reichere fossile Baumflora wird deshalb durch ihre Verwandtschaft nach dem »Süden« weisen müssen und nicht nach dem noch artenärmeren »Norden«. Die verwandtschaftlichen Beziehungen sagen also hier noch gar nichts Bestimmtes über das Klima aus. Auf einen ähnlichen Punkt macht auch Semper (1912) aufmerksam. »Im allgemeinen zeigt sich, daß ein Typus, je älter er ist, gegenwärtig desto ausschließlicher den Tropen angehört. Seine ausgedehntere Verbreitung in der Vorzeit, sein damaliges Vordringen in höhere und höchste Breiten wird dann meistens verwertet, um auf eine seitdem eingetretene Abkühlung zu schließen.« Aber es ist ebenso gut denkbar, daß allein der Wechsel im Klima, wie er schon durch das Emportauchen bedeutender Landflächen oder die Ausbreitung großer Meere bedingt ist, zum Aussterben früherer Formen führen mußte. Wie unduldsam ist schon das kontinentale Klima gegen viele Baumarten; wie wenig konnte sich von der Flora des feuchten Tertiärs in Europa retten und wie klein ist das heutige Wohngebiet der übrigens ganz verarmten tertiären Überreste am Kaukasus, verglichen mit der großen Verbreitung im Tertiär. Durch derartige Überlegungen fallen die Schlüsse, die auf Grund der Verwandtschaft der Flora gemacht worden sind, als unhaltbar dahin.

Heer zog bei seinen Untersuchungen über die tertiären Floren noch einen weiteren Gesichtspunkt herbei, nämlich den des Reichtums oder der Armut der Flora. Er bezieht sich (1860, S. 39) auf den Artenreichtum tropischer Floren. Der Reichtum der Miozänflora allein deutete schon in seinen Augen nach den Tropen, wo z. B. in Jamaica allein 3000—3500 Arten wachsen sollen. Allein es war Heer entgangen, daß eine ganze Reihe anderer Momente die Artenzahl bedingen kann. Gerade in der gemäßigten Region ist der Reichtum der Baumflora, und die kommt hauptsächlich in Frage, viel mehr abhängig vom Klimacharakter als von anderen Momenten. In ozeanischen Gebieten, mit ihrem milden, gleichmäßigen Klima, ist die Gehölzflora unverhältnismäßig viel reicher als unter kontinentalem Klimacharakter, wo die Wälder nur aus wenigen Baumarten, ja oft nur aus einer gebildet werden. Eine fossile Flora braucht also noch lange nicht auf ein wärmeres Klima hinzuweisen, einzig weil sie sich aus einer großen Arten-

zahl zusammensetzt. Es genügt völlig, ein mehr ozeanisches Klima anzunehmen, ganz besonders wenn dieses längere Zeit andauerte und die Entwicklung der Flora nicht gestört wurde.

Die phytopaläontologischen klimatischen Schlüsse, die auf der **Vegetation** fußen, sind, worauf bereits schon hingewiesen wurde, entschieden die allerberechtigtsten, nicht nur der Phytopaläontologie, sondern der Paläogeographie überhaupt. Der Einfluß des Klimas zeigt sich eben am deutlichsten an den Lebewesen und unter ihnen am allermeisten an den Pflanzen. Um aus einer fossilen Vegetation auf das Klima zurückzuschließen, müssen wir deshalb die durch das Klima bedingten ökologischen Einrichtungen feststellen. Gerade wie heute eine Zahl von Anpassungen sich in einem bestimmten Klima wiederholt, so daß man berechtigt ist, umgekehrt auf Grund dieser Anpassungserscheinungen das betreffende Klima wiederherzustellen, so darf man bei einer fossilen Vegetation von den gleichen Anpassungsformen auf das Klima zur Zeit der Ablagerung zurückschließen. Die Kenntnis der Ökologie der fossilen Vegetation bietet deshalb das allergrößte Interesse.

Die ökologischen Merkmale der fossilen Vegetation, die in Betracht kommen, sind etwa folgende:

Form der vegetativen Organe. Bei Holzpflanzen sind die vorkommenden und unter ihnen die dominierenden Blattformen festzustellen. Es wird sich besonders darum handeln, zu erkennen, ob die Blätter ihre volle Oberfläche besitzen, oder ob sie sie reduziert haben. Laubartiges, schuppenförmiges und nadelartiges Laub ist zu trennen. Aus der heutigen Verbreitung, von der wir unten noch kurz einige Züge wiedergeben, gewinnen wir Schlüsse für die Wiederherstellung der Vegetationsverhältnisse.

Eine Blattform, die auch gelegentlich dazu benutzt wird, um auf das Klima vergangener Zeiten zu schließen, erwähnt Kayser (1908, Bd. II, S. 569). Sehr gut ausgebildete Träufelspitzen an den Blättern der Laubhölzer, namentlich jüngerer paläogener, wie vieler älterer miozäner Floren sprechen, wenn auch heute die wirkliche Bedeutung der Träufelspitzen noch umstritten ist, für ein regenreiches Klima.

Nach der Blattform ist der anatomische Bau der vegetativen Organe von allergrößter Bedeutung. Die Blattform allein genügt nicht immer, die klimatisch bedingten Formen zu erkennen. Nadelförmige Blätter finden sich z. B. in zwei ganz verschiedenen Ausbildungsarten, nämlich als feste, mechanisch versteifte Nadel mit stark beschränkten Interzellularräumen bei den Koniferen und als seitlich zusammengerolltes oder sonst hohles Blatt ohne besondere Versteifung durch mechanisches Gewebe mit vielen Interzellularräumen, als »ericoides« Blatt besonders bei vielen Ericaceen vor. Die beiden nadeltragenden ökologischen Gruppen bewohnen ganz verschiedene Klimate: die Koniferen vor allem haben große Gebiete inne,

die von den anderen Baumarten der Ungunst des Klimas, ganz besonders seines kontinentalen Charakters halber oder wegen schlechter Bodenverhältnisse gemieden werden. Sie bilden einen mächtigen Koniferengürtel, der der nordpolaren Baumgrenze folgt und außerdem oft die wichtigsten Wälder der Gebirge. Sie treten in den Subtropen dann auf, wenn die Bodenverhältnisse schlecht werden. Die Ericoiden dagegen verlangen ein verhältnismäßig ozeanisches Klima, sind aber hier meist sehr bescheiden in allen Ansprüchen an den Boden und an die übrigen Verhältnisse.

Aus diesen kurzen Darlegungen ergibt sich, daß genau wie bei der lebenden Flora so auch bei der fossilen die Blattanatomie zu betrachten wäre. Doch wurde dieser Weg, obschon von der technischen Seite ihm oft keine Hindernisse entgegenstehen, beinahe noch nie benutzt. Einen schönen und zu weiteren Arbeiten ermunternden Anfang hat KUBART (1912) gemacht. Er hat bei Karbonpflanzen die Dicke der Cuticula, eingesenkte Spaltöffnungen und abgebogene Blattränder konstatieren können[1]).

Sehr wichtige Schlüsse auf die Ökologie der fossilen Vegetation erlaubt uns der Zeitpunkt des Laubfalles. Je nachdem die Blätter immergrün oder nur sommergrün waren, müssen die Vegetationsverhältnisse andere gewesen sein. Im großen und ganzen lassen sich immergrüne und sommergrüne Blätter leicht unterscheiden. Immergrüne Blätter sind dicklich, glatt, zeigen eine starke Cuticula, glatte Oberfläche, so daß in extremen Fällen mit recht großer Sicherheit der erfahrene Paläontologe auf die immergrüne oder die sommergrüne Natur des Blattes schließen kann.

Daneben gibt es aber auch viele unsichere Fälle. Sehen wir doch in der heutigen Vegetation, wie bei vielen Holzpflanzen mit immergrünem oder nur sommergrünem Laub die Blätter keinen Unterschied im äußeren Bau zeigen. Die Blätter vieler *Rubus*-Arten sind z. B. wintergrün, unterscheiden sich aber sonst nicht von einem sommergrünen Blatte. Die Blätter unserer mitteleuropäischen Buche und der Eichen sind nur sommergrün, könnten aber in fossilem Zustande sehr leicht für immergrün gehalten werden. Andere Holzpflanzen sind unter einigermaßen günstigen Verhältnissen immergrün, wie z. B. *Ligustrum vulgare*. Dieser Strauch verliert seine Blätter erst beim Erscheinen der neuen, ohne dadurch wohl einen physiologischen Vorteil zu erreichen. In fossilem Zustande würde man diese Blätter zu den wirklich immergrünen zählen. Es braucht also eine große Erfahrung, um von ausgestorbenen Arten zu erkennen, ob sie immergrün gewesen sind oder nicht. Und auch dann wird es ohne gelegentliche Unsicherheiten kaum abgehen.

Die wichtigste Feststellung wird die Belaubungsdauer der vorherrschenden Bäume sein. Wenn es gelingt, hier herauszufinden, ob sie laubwechselnd oder immergrün gewesen sind, so ist damit viel gewonnen.

---

1) KUBART nennt dies »Biologie« statt »Ökologie« der Karbonpflanzen. Der letztere Ausdruck würde dem heutigen Sprachgebrauch entsprechender sein.

Allein man darf in der Deutung des Resultates auch nicht zu weit gehen. Aus der Feststellung eines immergrünen Laubwaldes allein ergibt sich z. B. wohl ein guter Einblick in die Ökologie, nicht aber ein Schluß auf ein bestimmtes Klima. Der Umstand, daß die miocänen Wälder zum größeren Teile aus immergrünen Arten bestanden, darf nicht, wie es besonders Heer getan hat, dazu verwendet werden, um ein tropisches oder subtropisches Klima zu folgern. Das heutige Verbreitungsgebiet des immergrünen Laubwaldes ist größer als das anderer Waldtypen, so daß mit der Feststellung eines solchen weniger Einblick in das Klima der betreffenden Zeit als mit der Feststellung irgend eines anderen Waldtypus gewonnen wird. Die immergrünen Laubwälder sind bekanntlich im ozeanischen Klima der tropischen, subtropischen, wie auch der gemäßigten Region ungemein verbreitet. Sie reichen von der südpolaren Baumgrenze im südlichen Chili bis gegen die nordpolare in Alaska hinauf. Bei dieser weiten Verbreitung immergrüner Laubwälder müssen wir diejenigen Merkmale heraussuchen, die die einzelnen Typen der verschiedenen Klimate im genaueren unterscheiden. Wir finden sie besonders in den Einrichtungen, welche den Pflanzen gestatten, die ungünstige Jahreszeit zu überdauern, ganz besonders im Knospenschutz, wie dies Raunkiaer in so schöner und anregender Weise gezeigt hat. Die tropischen Regenwälder leben in einem für den Pflanzenwuchs ungemein günstigen Klima; sie können im Gegensatz zu Pflanzen in anderen Klimaten auf eine Reihe von Schutzeinrichtungen verzichten. Einzig in den immerfeuchten und warmen Tropen kommen keine besonderen Einrichtungen vor, die das Sproßende in den Ruheperioden zu schützen haben. Hinfällige oder dauernde Nebenblätter oder einfach die jungen Laubblätter schließen über dem Sproßende zusammen; Knospenschuppen, also eigens zum Schutz umgewandelte Laubblätter, fehlen hier.

In den Subtropen sind auch unter der Gunst der Nähe des Meeres die klimatischen Verhältnisse schon ungünstiger. Kälte und Trockenheit kommen schon zum Ausdruck und die Sproßenden sind dementsprechend durch Knospenschuppen im dort herrschenden immergrünen Laubwald, dem Lorbeerwald[1]), geschützt. Daneben kommen noch eine Reihe von Eigenschaften vor, die den tropischen Regenwald vom Lorbeerwald unterscheiden lassen, wie Luftwurzeln, Plankengerüste, Cauliflorie u. dergl., alles Dinge, die dem Lorbeerwalde meist abgehen, die sich aber in fossilem Zustande vermutlich seltener feststellen lassen. Die übrigen Vegetationsorgane sind aber im wesentlichen gleich gebaut.

In der Ausbildung oder im Fehlen von Knospen haben wir also eines der wichtigsten Mittel, das uns zu der Unterscheidung von tropischen und subtropischen immergrünen Laubwäldern dienen kann. Allerdings gibt es

1) Vergl. für die hier vertretene Einteilung der Pflanzengesellschaften Brockmann-Jerosch und Rübel 1912.

hier auch Ausnahmen. *Olea europaea*, ein Baum, der mit sehr wenig Niederschlägen auskommt und längere Trockenperioden aushält, so daß man bei ihm ohne weiteres Knospenbildung voraussetzen dürfte, besitzt z. B. keine Knospen. Die jungen Laubblätter umhüllen die Sproßenden und wachsen im frühen Frühjahr zu normalen Laubblättern aus. Selbst in gemäßigten Klimaten kommen solche Fälle vor. *Viburnum lantana* hat ebenfalls keine Knospenschuppen und die jungen Laubblätter überdauern, lose die jungen Sprosse umhüllend, die schlechte Jahreszeit. Auch Knospen, die nur aus Nebenblättern bestehen und lose zusammenschließend das Sproßende nach Art tropischer Bäume des Regenwaldes umschließen, kommen gelegentlich bei Tropophyten vor, z. B. an der wachsenden Zweigspitze von *Liriodendron tulipifera* und *Magnolia glauca*. Solche Ausnahmen hat der Phytopaläontologe zu berücksichtigen, indem er nicht auf Einzelfälle baut. Wird solchen Verhältnissen Rechnung getragen, so dürfte es gelingen, den tropischen Regenwald vom Lorbeerwald zu trennen.

Der Lorbeerwald ist aber ungleich weiter verbreitet, als der tropische Regenwald und spielt zudem in der Paläophytogeographie eine wichtige Rolle. Für eine weitere Einteilung, besonders zur Abgrenzung des subtropischen Lorbeerwaldes von dem der gemäßigten Region, kann das Auftreten von Koniferen mit schuppigem Laub und von Tropophyten mit Winterruhe in dem kälteren Gürtel dienen. Im übrigen sind wir aber zurzeit nicht imstande, Merkmale festzustellen, durch welche wir die weit verbreiteten Lorbeerwälder innerhalb des subtropischen oder gemäßigten Gürtels eingehender klimatisch gruppieren könnten.

Gerade im Tertiär handelt es sich in Mitteleuropa hauptsächlich um Lorbeerwälder. In ihnen kamen neben den immergrünen Laubbäumen Koniferen mit schuppigem Laub und Tropophyten mit Winterruhe vor. Wenn wir auch nicht imstande sind, aus diesen tertiären Lorbeerwäldern auf das damalige Klima genauer zurückzuschließen, so muß doch betont werden, daß kein Grund vorliegt, für diese Zeit subtropische oder gar tropische Verhältnisse anzunehmen, weil diese gerade die Tropophyten und die schuppigen Koniferen durchaus ausschließen würden. Wir kommen auf dieses tertiäre mitteleuropäische Klima unten nochmals zu sprechen.

Zu den Schwierigkeiten, die die Einteilung der immergrünen Laubwälder bieten, kommt noch hinzu, daß immergrüne Laubwälder auch in einer xerophilen Ausbildung als Hartlaubwälder vorkommen, die sich schon als lebende Wälder nur schwer von den Lorbeerwäldern unterscheiden lassen. Hier wird es wohl einzig die Blattanatomie sein, die uns erlaubt, die Hartlaubblätter von denen des Lorbeerwaldes zu trennen. Vermutlich kommt bei jenen ein festerer Blattbau mit wenig Interzellularen vor, mit mehr oder minder isolateralem Bau und mit häufiger Behaarung der Cuticula.

Ein weiterer Umstand, der ebenfalls Beachtung verdient, ist das

Mischungsverhältnis der verschiedenen Typen. Die Erfahrung zeigt, daß die Milde des ozeanischen Klimas dazu angetan ist, viele Pflanzentypen zu dulden, wenn sie nicht durch die Konkurrenz ausgeschaltet werden. Im ozeanischen Gebieten findet sich eine Mischung von Arten vor, die in einem andern mehr kontinentalen ganz unmöglich vorkommen kann. In der nordwestdeutschen und holländischen Heide wachsen bei Meereshöhe oreophile Arten, wie *Empetrum nigrum*; im regenreichen Kanton Tessin gehen eine Reihe alpiner und subalpiner Arten bis in die Zone des Kastanienwaldes herab. In Großbritannien kommen selbst *Salix herbacea*, *Dryas octopetala* einerseits und *Adiantum capillus veneris* und *Ilex aquifolium* anderseits stellenweise zusammen (vgl. Brockmann-Jerosch 1910/12, S. 122 ff.) vor. Eine solche Mischung »wärmeliebender« und »kältefordernder« Elemente ist in den fossilen Floren sowohl im Tertiär, als auch im Diluvium zu beobachten. Meist war das Durcheinander der verschiedenartigen Elemente den Paläontologen im Wege. Schon Heer stieß sich an der Mischung »tropischer« und »hochnordischer« Formen in den Bernsteinablagerungen. Um dieser Schwierigkeit aus dem Wege zu gehen, machte er eine besondere Hypothese, welche das »Bernsteinland« mit den hochnordischen Formen in den Norden verlegte, woher die Flüsse den Bernstein brachten. Um die immer wiederkehrenden derartigen Mischungen zu erklären, schlossen andere Autoren auf »tropische« oder »subtropische« Wärmeverhältnisse, die den »wärmefordernden« Elementen entsprachen oder sie nahmen ein »mittleres« Klima an, indem sie gewissermaßen die Mitte zogen. Sie übersahen aber, daß dadurch nach ihrer Argumentation weder die »wärmeliebenden« noch die »kältefordernden« Arten möglich gemacht wurden. Die Tatsache, daß nicht ein bestimmtes solares Klima, sondern der Klimacharakter und zwar der ozeanische für den Kosmopolitismus verantwortlich ist, war den meisten Paläontologen entgangen (vergl. Brockmann-Jerosch 1910/12, S. 120 ff. und 147 ff.). Anderseits fehlt es in der Literatur auch nicht an Hinweisen auf eine andere Auffassung der Sachlage. So schrieb z. B. Albert Heim: »Die Mischung arktisch-alpiner mit gemäßigten und vielleicht sogar ‚subtropischen' Typen (im Diluvium) kann uns indessen nicht befremden, wenn wir bedenken, daß in Neuseeland auch jetzt ‚subtropische'[1]) Gewächse bis nahe an die Gletscher vorkommen und daß die Gletscher weniger auf große Kälte, als vielleicht mehr auf nasse Winter hindeuten« (Heim 1885 S. 548). — —

Das Streben nach wissenschaftlicher Genauigkeit führte dazu, Klimaänderungen möglichst mit Zahlen zu belegen. Das setzt natürlich voraus, daß wir die Abhängigkeit der heutigen Verbreitung von Pflanzen oder Pflanzengesellschaften so eingehend kennen, um angeben zu können, wie

1) Vom Verf. in Anführungszeichen gesetzt.

die Hauptfaktoren des Klimas ihre Grenzen bestimmen. Es ist ein altes Postulat der Pflanzengeographen, daß der Einfluß der Temperaturen auf die Verbreitungsgrenzen festgestellt werden soll. Ganz besonders hatte man es darauf abgesehen, die mittleren Temperaturen zu finden, die mit den Verbreitungsgrenzen parallel gehen sollten. Allein diese Wünsche der Pflanzengeographen sind nicht in Erfüllung gegangen. Neuere physiologische Resultate lassen auch vermuten, daß die mittleren Temperaturen, in der Art, wie sie uns durch die Meteorologen gegeben wurden, gar nicht imstande sind, uns je die klimatisch bedingten Verbreitungsgrenzen der Arten und Pflanzengesellschaften zu erklären. In der Tat läßt sich nun auch zeigen, daß es gar nicht die mittleren Temperaturen sind, die klimatisch die Pflanzen einschränken, sondern die Art des Verlaufes der Temperatur. Wenn an einem Orte große Temperaturschwankungen vorkommen, so wird es möglich sein, daß eine Art hier auch bei durchschnittlich tiefer Temperatur vorkommt. Hier erreicht diese wenigstens zeitweise eben noch die hohen Grade, die zu physiologischen Prozessen nötig sind. An einem andern Orte, wo der Temperaturverlauf viel gleichmäßiger ist, werden, unbekümmert um das anscheinend günstige Temperaturmittel, keine hohen Temperaturen erreicht. Gewisse physiologische Prozesse können nicht vor sich gehen und gewisse Arten werden dadurch unmöglich gemacht. Der Temperaturverlauf und nicht eine Durchschnittstemperatur bedingt, soweit die Wärme in Betracht kommt, die klimatische Grenze einer Art. Der Temperaturverlauf wirkt aber nicht allein, sondern mit den anderen Klimafaktoren zusammen, so daß der gesamte Charakter, der dem solaren Klima aufgedrückt oder kurz der Klimacharakter ist, die klimatischen Verbreitungsgrenzen der Arten und Pflanzengesellschaften bestimmt. In einer andern Arbeit (1913) habe ich genauer ausgeführt, wie in dieser Weise das kontinentale Klima den Holzwuchs fördert und Bäume in Gebieten mit tiefen Durchschnittstemperaturen noch ermöglicht, während im ozeanischen Klima der Baumwuchs schon bei hohen Durchschnittstemperaturen aufhört. Dieser quantitativen Förderung des Baumwuchses steht eine qualitative Einschränkung gegenüber. Der Schärfe des kontinentalen Klimas sind viele Pflanzen nicht gewachsen. Im allgemeinen duldet das ozeanische Klima viele Gehölzarten, dem kontinentalen weichen aber die meisten aus.

Zu den Eigentümlichkeiten des ozeanischen Klimas gehört auch der Umstand, daß hier viele immergrüne Gewächse, selbst viele immergrüne Laubbäume vorkommen. Das kontinentale Klima, soweit seine Niederschläge noch für einen Baumwuchs genügen, ist dagegen durch die laubwechselnden Bäume, unter gewissen Umständen im subtropischen Gürtel durch Hartlaubbäume, ausgezeichnet.

Durch diese Überlegung, für deren genaueres Studium ich auf die genannte Arbeit verweisen muß, ergibt sich, daß wir bei der heutigen Vegetation keine Zahlen anzugeben vermögen, die die Grenze irgendeiner Art

oder Pflanzengesellschaft bestimmen. Vielmehr wirken alle Klimafaktoren zusammen und ihre gegenseitige Kombination und ihr Verlauf sind die bestimmenden Größen. Sie lassen sich also keineswegs zahlengemäß darstellen. So verlangt der kurz besprochene immergrüne Lorbeerwald nur ein mildes, feuchtes Klima. Er findet sich in den tropischen Gebirgen und von den Subtropen an unter ozeanischen Verhältnissen bis an die polare Baumgrenze in Feuerland, reicht in Chili bis an den Rand der Gletscher. Auch in Alaska gehen immergrüne Gewächse von offenbar ähnlichem Typus hart an den Rand der Gletscher heran.

Die heutigen Verhältnisse lassen also keinen Parallelismus mit irgendwelchem zahlengemäßen Ausdruck erkennen. Es ist deshalb auch ganz ausgeschlossen, selbst wenn es sich um heute noch lebende Arten handelt, bei einer fossilen Flora angeben zu können, ob sie ein »wärmeres« oder »kälteres« Klima anzeigt. Wenn Heer durch seine miozäne Flora ein bedeutend wärmeres Klima für die Tertiärzeit glaubt nachgewiesen zu haben, so läßt sich das nach heutigen Kenntnissen nicht aufrechterhalten. Daß die verwandtschaftlichen Verhältnisse und der Reichtum der Floren für die Wiederherstellung des Klimas nicht verwendet werden dürfen, habe ich schon dargelegt. Aber auch der Umstand, daß von den Arten der unteren Molasse drei Viertel, von denen der Oeningerschichten etwas mehr als die Hälfte zu den Immergrünen zählen, sagt in bezug auf die Durchschnittstemperaturen nichts aus. Wohl aber können wir daraus den Schluß ziehen, daß das Klima des Tertiärs in der Schweiz ausgeprägt ozeanischen Charakter zeigte. Derartige Resultate, die uns über den Charakter des Klimas der Vergangenheit Aufschluß geben, sind es überhaupt nur, die wir von einer fossilen Flora bei unserer heutigen Kenntnis erwarten können. Irgendeine zahlengemäße Darstellung läßt sich nicht rechtfertigen, und alle bis jetzt in dieser Beziehung ausgesprochenen Hypothesen lassen sich dementsprechend nicht halten.

Der Hinweis auf die Bedeutung des Klimacharakters muß zuerst befremden. Wenn wir jedoch die heutige Vegetation betrachten, so sehen wir eben, wieviele Tatsachen (vergl. die zitierte Arbeit) durch den Klimacharakter hervorgerufen sind. Es muß demnach der Klimacharakter ebenso sehr seinen Einfluß in der geologischen Vergangenheit wirksam gemacht haben. Gerade das Beispiel der mitteleuropäischen tertiären Flora zeigt, daß zu ihrer Erklärung keine Änderung des solaren Klimas nötig ist, wohl aber eine solche des Klimacharakters.

Jede Annahme eines Wechsels des solaren Klimas in der Vergangenheit stößt im Gegensatz zu Änderungen im Klimacharakter auf fast unüberwindliche Hindernisse. Solche muß es dagegen schon allein durch die fortwährenden Verschiebungen der Land- und Wasserflächen gegeben haben. Es liegt also sehr nahe, sie in erster Linie zur Erklärung der Tatsachen heranzuziehen. Da wir wissen, daß sich der Klimacharakter

fortwährend geändert hat, so haben wir auch die Pflicht, bevor wir auf eine Änderung des solaren Klimas schließen, zu untersuchen, ob sich nicht nur die mitteleuropäische tertiäre Vegetation, sondern auch noch andere Erscheinungen der Paläophytogeographie durch Wechsel im Klimacharakter erklären lassen. Die Frage stellen heißt sie auch beantworten. Ebenso wie bei der lebenden Vegetation der Klimacharakter zu wenig berücksichtigt wurde, so ist es bei der fossilen bis jetzt geschehen.

An diesem Orte müssen wir noch auf einen andern Umstand aufmerksam machen. Reste immergrüner Laubwälder erhalten sich verhältnismäßig gut und erlauben leichter als andere, die vergangenen Vegetationsverhältnisse wieder herzustellen. Nun kommen gerade solche immergrünen Laubwälder im Tertiär an Orten vor, wo heute nur noch laubwechselnde Wälder oder Nadelwälder stehen. Öfters wollten Paläogeographen daraus entnehmen, daß das Klima zur Tertiärzeit nicht nur »wärmer« gewesen sei, sondern auch auf der ganzen Erde viel ausgeglichener. Die heutigen Differenzen zwischen den polaren und tropischen Klimaten wären also erst im Diluvium entstanden. Diese Paläogeographen übersehen, daß, wie früher auseinandergesetzt, die immergrünen Laubwälder auch heute eine so große Verbreitung aufzuweisen haben, daß dieser Schluß auf eine in früheren geologischen Zeitaltern gleichmäßigere Wärmeverteilung auf unserm Planeten zum mindesten nicht zwingend ist.

Aus diesen Ausführungen läßt sich ersehen, in welcher Weise die fossile Vegetation dazu verwendet werden kann, das Klima der Vorzeit zu rekonstruieren. Es geht aus dem oben Gesagten hervor, daß dieser Weg mühsam ist, viel Erfahrung und ebensoviel Kenntnisse der lebenden, wie der toten Vegetation voraussetzt. Zudem müssen wir ohne weiteres zugeben, daß wir in die Geographie der lebenden Pflanzenwelt noch nicht so eingedrungen sind, um aus der toten mit größerer Sicherheit und Genauigkeit das Klima zur Zeit der Ablagerung erkennen zu können. Es wird eben immer noch vieles zweifelhaft bleiben. Ich kann bei dieser Gelegenheit nicht unterlassen, davor zu warnen, Annahmen älterer Autoren kritiklos in der Literatur immer wieder weiterzuführen, als ob es sich hier um sicher erwiesene Tatsachen handeln würde. Den damaligen Autoren standen die Fortschritte der Pflanzengeographie noch nicht zur Verfügung. Aber auch die Grundlagen der Paläophytogeographie sind selbst heute noch viel zu wenig eingehend dargestellt und besprochen worden. Wie sehr gerade dadurch eine fruchtbare Diskussion über einen speziellen Fall verhindert wird und ganz entgegengesetzte Ansichten über die gleichen geologischen Perioden geäußert werden können, über die wir doch ein verhältnismäßig großes Tatsachenmaterial besitzen, zeigt uns das Sammelwerk des Geologen-Kongresses in Stockholm 1910 über das postglaziale Klima. Ein Fortschritt

in den Hauptfragen der Paläophytogeographie läßt sich erst erzielen, wenn die Grundlagen eingehend besprochen worden sind. Mögen diese Zeilen dazu beitragen, die Wichtigkeit dieser Frage darzulegen.

Verzeichnis der angeführten Literatur.

1909 BROCKMANN-JEROSCH, H., »Das Alter des schweizerischen diluvialen Lösses«. — Vierteljahrsschrift der naturf. Ges. Zürich, Jahrg. 54.

1910/12 —— »Die fossilen Pflanzenreste des glazialen Deltas bei Kaltbrunn (bei Uznach, Kt. St. Gallen) und deren Bedeutung für die Auffassung des Wesens der Eiszeit«. — Jahrbuch der St. Gallischen naturf. Ges. St. Gallen 1910 und separat Leipzig 1912.

1912 BROCKMANN-JEROSCH, H. und E. RÜBEL, »Die Einteilung der Pflanzengesellschaften nach ökologisch-physiognomischen Gesichtspunkten«. — Leipzig.

1913 BROCKMANN-JEROSCH, H., »Der Einfluß des Klimacharakters auf die Verbreitung der Pflanzen und Pflanzengesellschaften.« — Beiblatt 109 zu ENGLERS bot. Jahrbüchern, Leipzig, und Ber. über die zehnte Zusammenkunft der Freien Vereinigung für Pflanzengeographie und systematische Botanik zu Freiburg i. Br. 1912. Leipzig.

1872 BRUHNS, KARL, »Alexander von Humboldt, eine wissenschaftliche Biographie«. — Leipzig.

1879 ENGLER, ADOLF, »Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode«. — Leipzig.

GRISEBACH, siehe BRUHNS.

1911 HAUSRATH, HANS, »Pflanzengeographische Wandlungen der deutschen Landschaft« in Wissenschaft und Hypothese Bd. XIII. — Leipzig und Berlin.

1860 HEER, OSWALD, »Untersuchungen über das Klima und die Vegetationsverhältnisse des Tertiärlandes«. — Winterthur.

1883 —— »Die Urwelt der Schweiz«, II. Auflage. — Zürich.

1885/87 HEER, J. J. und C. SCHRÖTER, »Oswald Heer, Lebensbild eines schweizerischen Naturforschers«.

1885 HEIM, ALBERT, »Handbuch der Gletscherkunde«. — Stuttgart.

1908 KAYSER, E., »Lehrbuch der Geologie«. II. Teil: Geologische Formationskunde. III. Auflage. — Stuttgart.

1912 KUBART, »Einiges aus der Biologie der Karbonpflanzen«. Paläobotanische Zeitschrift, Bd. I, S. 15.

1885 NATHORST, A. G., »Beiträge der Polarforschung zur Pflanzengeographie der Vorzeit«. In NORDENSKJÖLD »Studien und Forschungen, veranlaßt durch meine Reisen im hohen Norden«. — Leipzig.

1910 —— »Spätglaziale Süßwasserablagerungen mit arktischen Pflanzenresten in Schonen«. — Geol. Förhandl. Bd. 32, Häft 3. — Stockholm.

RÜBEL, EDUARD, siehe BROCKMANN-JEROSCH und RÜBEL.

1901 SCHRÖTER, C., »Die Palmen und ihre Bedeutung für die Tropenbewohner«. — Neujahrsblatt der naturf. Ges. Zürich auf das Jahr 1901. — Zürich.

—— siehe auch J. J. HEER.

1912 SEMPER, M., »Paläoklimatologie« im Handwörterbuch der Naturwissenschaften, VII. Band, S. 460. — Jena.
